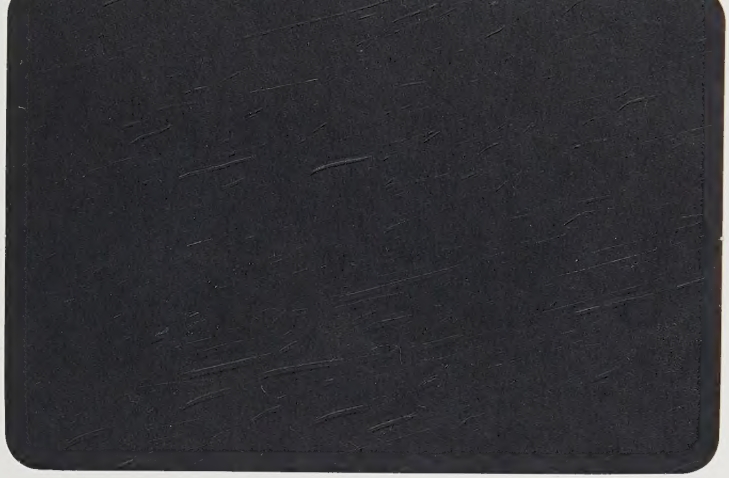
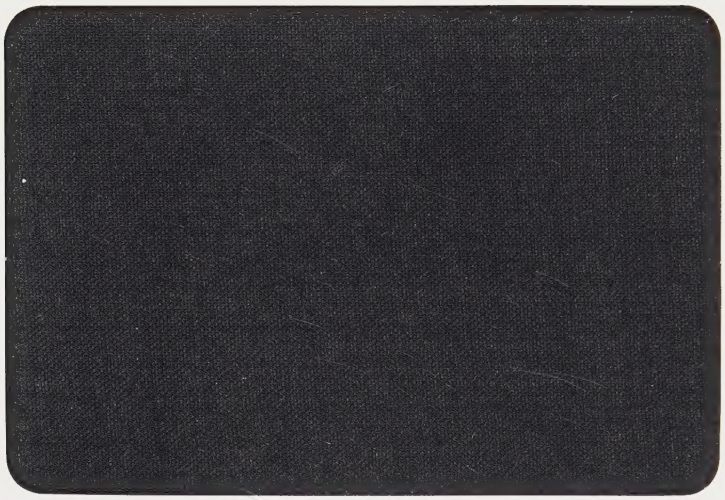


DEPARTMENT OF ZOOLOGY

GÖTEBORGS UNIVERSITET

GÖTEBORG — SWEDEN



Naturvetenskapliga fakulteten vid
Göteborgs universitet

Rödvingetrastens Turdus iliacus L. häckningsbiologi i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland.

Ola Arheimer

1978

Zoologiska institutionen
Fack, 400 33 Göteborg
Sverige

Avhandling för filosofie doktorsexamen i zoologi (examinator professor Anders Enemar) som enligt biologisk-geografiska sektionsnämndens beslut kommer att offentligt försvaras fredagen den 19 maj 1978 kl 13^{00} i Zoologiska institutionens föreläsningssal.

Göteborg 1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Denna avhandling är en sammanfattning av följande uppsatser, betecknade I - IV :

I. Äggläggning, ruvning och kläckning hos rödvingetrast Turdus iliacus i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. Manuskript, antaget för publicering i Vår Fågelvärld.

II. Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast Turdus iliacus i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. Anser supplement 3. Lund 1978. Under tryckning.

III. Födoval och matningsprestation hos rödvingetrast Turdus iliacus i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. Anser supplement 3. Lund 1978. Under tryckning.

IV. Kläckningsresultat och ungarnas viktutveckling samt överlevnad under botiden hos rödvingetrast Turdus iliacus i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. Manuskript, antaget för publicering i Vår Fågelvärld.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544709_0023

INLEDNING

Avhandlingen bygger på fyra uppsatser som behandlar rödvingetrastens Turdus iliacus L. häckningsbiologi i subalpin ängsbjörkskog belägen i mellersta svenska Lappland. Syftet med dessa uppsatser var att beskriva artens ekologi i den biotop där fågeln har sin tätaste förekomst och särskilt att belysa vilka förhållanden som bestämmer reproduktionsresultatet.

Äggläggning, ruvning och kläckning beskrivs i den första uppsatsen (I). Speciell vikt läggs vid sambandet mellan embryonas utveckling under äggläggningstiden och tidsskillnaden vid äggens kläckning som kan orsakas av ruvningens successiva igångsättande innan kullen är färdiglagd. Om en eller flera ungar kläcks senare än de övriga kan dessa nämligen förväntas avlida först av svält när tillgången på föda är otillräcklig.

Den andra uppsatsen (II) beskriver kullstorleken och diskuterar olika faktorer som kan förklara skillnader inom och mellan åren. Nödvändigheten av att uppgiftsmaterialet är fördelat i enlighet med de verkliga förhållandena vid beräkningen av medelvärden utreds. Antalet påbörjade kullar och predationen under olika delar av häckningssäsongen redovisas och genom experiment påvisas rödvingetrastens benägenhet att göra upprepade omläggningar när häckningen spolieras. Med utgångspunkt från resultaten diskuteras om de sena kullarna är verkliga andrakullar eller omläggningar för att

klargöra reproduktionens storlek i biotopen.

Förekomsten av lämplig föda under boungetiden och föräldrarnas födoval vid matning av ungarna beskrivs i den tredje uppsatsen (III). Antalet matningar och mängden föda vid varje matningstillfälle utreds, varefter den relativa mängden föda som förs till varje unge i olikstora kullar behandlas. Rödvingetrastens förmåga att öka matningsprestationen vid stora kullar under de helt ljusa sommarnätterna diskuteras i samband med att nattvilans längd vid olikstora kullar beskrivs.

Den avslutande uppsatsen (IV) behandlar kläckningsresultatet och ungarnas viktutveckling samt överlevnad under botiden. Antalet ungar som lämnar boet och deras vikt vid olikstora kullar under skilda delar av häckningssäsongen redovisas varvid speciell uppmärksamhet ägnas de sist kläckta ungarnas utveckling i stora kullar. Slutligen diskuteras vilka faktorer som ytterst bestämmer rödvingetrastens kullstorlek.

Genomgående jämförs undersökningsresultaten med motsvarande uppgifter i en avhandlingsmonografi över rödvingetrastens häckningsbiologi i en blandskogsbiotop belägen i södra Finland.

Det följande är en sammanfattning av innehållet i de fyra uppsatserna. Beträffande detaljer och referenser hänvisas till dessa.

Äggläggning, ruvning och kläckning hos rödvingetrast i subalpin ängsbjörkskog (I).

De oftast 5-6 äggen lades med ca 20 timmars mellanrum vilket innebär att äggen värptes på 4-5 dygn. De flesta tättingar lägger ett ägg per dygn under morgontimmarna och förhållandet hos rödvingetrasten medför alltså ett dygns kortare äggläggningstid med minskad predationsrisk som följd jämfört med många andra tättingar som har motsvarande kullstorlek.

Om så mycket värme tillförs äggen redan under värpningsperioden att embryona börjar utvecklas kommer de sist lagda äggen att kläckas senare än de först lagda och ge upphov till ungar som åtminstone i början av boungetiden är mindre än sina syskon. Vid brist på föda visar erfarenheten att dessa mindre ungar först kommer att drabbas av svält och dö varför ruvningens successiva igångsättande under äggläggninstiden har reproduktionsbiologisk betydelse genom att modifiera antalet boungar allt efter födotillgången.

För att utreda sambandet mellan ruvningens igångsättande och förhållandena under kläckningen monterades termistorer in i rödvingeägg som placerades i bona och kopplades till en fallbygelskrivare under början av värpningsperioden. Det visade sig att honan låg i boet under 10-20 minuter långa perioder åtskilda av timslånga avbrott redan innan andra ägget i kullen lades. De högsta äggtemperaturerna varierade mellan 26 och 34 ^{o}C. I det ena av två bon tillbringade fågeln utan avbrott fyra timmar

av förnatten på ett ägg. Under fortsättningen av äggläggningstiden minskade ruvningsavbrottens längd successivt samtidigt som medelvärdena för de högsta ruvningstemperaturerna ökade. Det dygn då näst sista ägget lades ruvade honan i tre bon 16-18 timmar. Under de kommande två dygnen intensifierades ruvningen ytterligare och kom att omfatta 20-21 timmar per dygn med ca 30-40 avbrott av ungefär 7-8 minuters längd då kullen lagts färdig. Medelvärdet för ruvningstemperaturen var då 33-35 ^{o}C. Den tid då honan låg på äggen utan avbrott under förnatten varade från ungefär kl. 19 till 01 och skillnaden mellan högsta och lägsta äggtemperaturen under nattvilan krympte kraftigt i samband med att äggläggningen avslutades.

I ett 20-tal bon med 5-6 ägg konstaterades att de 3-4 först lagda äggen oftast kläcktes inom ett dygn och därefter det näst sist lagda ägget medan det sista ägget vanligen kläcktes ett helt dygn senare än huvuddelen av kullen. Förklaringen till dessa kläckningsförhållanden måste vara att den värmemängd som tillfördes kullen innan det näst sista ägget lades ledde till att embryona utvecklades ungefär så mycket som motsvarade ett halvt dygns intensiv ruvning. Under det dygn då näst sista ägget lades motsvarade embryonalutvecklingen ytterligare ca ett halvt dygns snabb tillväxt varför detta ägg kom att kläckas motsvarande tid före det sist lagda.

De förhållanden som karakteriserade ruvningen när den stabiliserats något dygn efter avslutad äggläggning förblev

sedan likartade under resten av ruvningsperioden. Äggtemperaturen sjönk 2-3 grader under de 30-40 oftast 5-7 minuter långa ruvningsavbrotten.

Ruvningstidens längd var 12-13 dygn för det sist lagda ägget i 28 bon. Eftersom medelvärdet 12 dygn i finska undersökningar stämmer väl med detta resultat liksom erfarenheterna att endast honan ruvar måste större handböckers uppgifter om 13-15 dagars ruvning av både hane och hona vara missvisande.

Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast i subalpin ängsbjörkskog (II).

Det naturliga urvalet premierar de fågelindivider som producerar störst antal ungar som kan komma att uppnå vuxen ålder. Kullarnas antal och storlek är därvid av grundläggande betydelse.

Flera författare hävdar att rödvingetrasten regelbundet lägger två kullar per år i fjällbjörkskogen liksom fallet är längre söder ut. Uppgifter antyder också att kullarna är större i norra delen av artens utbredningsområde än i den södra. För att utreda dessa förhållanden registrerades antalet häckningar och fastställdes kullstorleken under olika delar av säsongerna 1968-1975. Genom att färgringmärka rödvingetrastar och i vissa fall experi-

mentellt avbryta häckningen samt genom att registrera den naturliga predationen belystes frågan om de sena kullarna var omläggningar eller verkliga andrakullar.

Vid framräknandet av kullstorlekarnas medelvärden diskuterades ingående häckningarnas verkliga fördelning mellan och inom åren liksom kriterierna för att en kull skulle kunna betraktas som färdiglagd.

Äggläggningen började varje år under senare delen av maj efter det att medeltemperaturen stigit med kraftig snöavsmältning som följd. Under den första halva månaden av häckningssäsongen påbörjades ca 80 % av samtliga kullar i biotopen. Resterande andel var utspridd under ytterligare en månad. I slutet av säsongen lades endast ett fåtal kullar.

Den del av häckningarna som teoretiskt skulle kunna vara andrakullar utgjorde endast 10-15 % av det totala antalet. Ingen av de färgringmärkta fåglar som genomförde lyckade tidigare häckningar återfanns vid dessa sena kullar. Vid häckningar som avbröts experimentellt konstaterades omläggning börja i närheten inom en vecka. Då även denna häckning avbröts konstaterades en andra omläggning ske i de flesta fall.

Predationen varierade men uppgick vissa år till 70 % av kullarna och var utspridd under hela häckningssäsongen. Med anledning av rödvingetrastens benägenhet att göra upprepade omläggningar om häckningen spolieras framförs åsikten att de fåtaliga sena kullarna i biotopen var om-

läggningar. Uppfattningen stöds av det faktum att ingen av de färgringmärkta fåglar som genomförde en lyckad tidig häckning återfanns vid de sena kullarna. Eftersom verkliga andrakullar hos rödvingetrasten ännu inte konstaterats i något enda fall i den skandinaviska fjällbjörkskogen och på grund av resultaten i denna undersökning hävdas att de sena häckningar som i litteraturen anges vara andrakullar i själva verket har varit omläggningar. Skulle verkliga andrakullar trots allt förekomma måste antalet vara så ringa att de ur reproduktionsbiologisk synpunkt är försumbara.

Kullstorleken minskade med ungefär ett ägg från början till slutet av äggläggningsperioden. Undersökningar i södra Finland har visat att rödvingetrastens kullstorlek också där minskade under motsvarande tidsperiod. Med anledning av överensstämmelsen påpekas att de fysiologiska mekanismer som modifierar artens kullstorlek inte kan vara knutna till vanliga fenologiska faktorer, eftersom dessa vid ett visst datum förhåller sig helt olika i södra Finalnd och i Lapplands fjällområden.

Storleken av de kullar som påbörjades under de första 15 dagarna av äggläggningssäsongerna 1969 och 1974 var signifikant lägre än motsvarande värden under 1968 och 1973. Det fanns inget samband mellan kullstorlek och datum för äggläggningens början, medeltemperaturen under perioden eller fågeltätheten som kunde förklara dessa årliga skillnader.

1969 och 1974 fanns emellertid mycket sork i området under äggläggningstiden och 1970, då kullstorleken också var låg, förekom stora mängder lämlar. Tankegången framförs därför att den stora mängden gnagare, som livligt letade efter föda, utgjorde en faktor för fåglarna vilken på något sätt påverkade kullstorleken negativt.

Det totala kullstorleksmaterialet påvisades vara på ett representativt sätt fördelat på olika delar av häcknings-säsongen. Eftersom materialets vägda medelvärde dessutom nästan exakt överensstämde med de årliga medelvärdenas medelvärden och siffrorna inte ändrades nämnvärt, då fågeltätheten under de åtta olika säsongerna vägdes in, fastslogs att det angivna värdet för rödvingetrastens medelkull i biotopen, 5,54 $\pm$ 0,030 ägg, måste överens-stämma väl med verkligheten.

Rödvingetrastens kullstorlek var höggradigt signifikant större i den subalpina ängsbjörkskogen vid Ammarnäs jämfört med uppgifter från södra Finland och en allmän tendens till ökad kullstorlek mot norr kan dessutom skenbart utläsas av hittills publicerade resultat. Detaljerade analyser av de olika undersökningsresultatens säkerhet kan emellertid inte göras eftersom materialens uppdelning inom och mellan åren oftast inte framgår, liksom inte heller fågeltätheten olika år eller häckningarnas naturliga fördelning under säsongen. På grund av dessa faktorer och med vetskap om de enskilda habitatens betydelse för kullstorleken samt

den oregelbundna geografiska bild som kullstorleken hos en del väl undersökta fågelarter uppvisar hävdas att rödvinge trasten ännu inte kan inordnas bland de arter som konstaterats ha en ökande kullstorlek mot norr.

Födoval och matningsprestation hos rödvingetrast i subalpin ängsbjörkskog (III).

David Lack framförde 1947 hypotesen att kullstorleken hos de fågelarter som föder upp sina ungar i boet ytterst bestäms av det maximala antal ungar som föräldrarna i genomsnitt kan skaffa tillräckligt med föda åt. För att konstatera om detta gäller för rödvingetrasten undersöktes hur mycket föda som fördes till varje unge i olikstora kullar, och med utgångspunkt från resultaten diskuterades artens förmåga att öka matningsprestationen vid stora kullar i den aktuella biotopen med helt ljusa sommarnätter.

Matningen dokumenterades med hjälp av trampkontakter vid bona som kopplades till en händelseskrivare och kamera, varefter sambandet mellan antalet registreringar, antalet verkliga ankomster till boet, antalet matningar och mängden föda vid varje matningstillfälle utreddes vid olika kullstorlekar.

Ungarnas föda bestod vanligen till 80-95 % av daggmaskar (Lumbricidae) och till en varierande mindre del av harkrankar

(Tipuloidea). Dessutom ingick sniglar och skalbaggar, steklar m fl insektsgrupper. Under år med riklig förekomst av fjällbjörkmätarlarver (Oporinia autumnata) utgjorde dessa en dominerande andel av födan efter mitten av juni då de fullvuxna larverna tagit sig ner på marken. En jämförelse mellan tänkbar föda på fourageringsplatserna och vad som fördes till boet visade att rödvingetrasten tog allt som rörde sig och var av lämplig storlek.

Tidpunkten för matningsuppehållet under natten kunde variera mellan och inom de enskilda bona. Genomsnittligen omfattade uppehållet drygt tre timmar av förnatten under alla delar av boungetiden. Eftersom nattvilan enligt litteraturuppgifter också för de övriga trastar i fjällbjörkskogen, vars basföda är daggmask, infaller före midnatt är de mekanismer som reglerar tidpunkten för trastarnas matningsuppehåll troligen knutna till skillnader i daggmaskarnas åtkomlighet under dygnet. Nattvilan var visserligen en halvtimme kortare än i södra Finland men lika lång för kullar av olika storlek, varför det konstaterades att rödvingetrasten inte nämnvärt utnyttjade den helt ljusa natten i norr för att skaffa föda till större kullar.

Föräldrafåglarnas ankomster till boet var tämligen jämnt fördelade under dygnets aktivitetsperiod i såväl små som stora kullar. Antalet kunde emellertid skilja avsevärt vid bon med samma antal ungar av jämförbar ålder. I början av boungetiden kom honan ofta med tom näbb och svarade över

huvud taget för en mindre andel av matningarna. Dessutom hade honan mindre mängd föda med sig vid de tillfällen hon verkligen matade. Först från mitten av ungarnas tid i boet gav ankomstregistreringarna därför en någorlunda säker bild av den mängd föda som fördes till boet, vilken var lika stor per matningstillfälle vid små och stora kullar.

Rödvingetrasten utnyttjade ofta sin maximala matningskapacitet redan vid kullar med fyra och fem ungar, vilket ledde till att den mängd föda per unge som fördes till boet genomsnittligen minskade ju större kullen var. Födomängden per unge var 80 % i sexkullarna och 92 % i femkullarna jämfört med förhållandet i fyrkullar under dygnen 7 - 11, då matningsfrekvensen var högst. Som framgår av nästa uppsats (IV) var födotillförseln vid de största kullarna ofta inte tillräcklig för att alla ungarna skulle överleva botiden.

Kläckningsresultat och ungarnas viktutveckling samt överlevnad under botiden hos rödvingetrast i subalpin ängsbjörkskog (IV).

Av tidigare uppsatser har framgått att det näst sist lagda ägget och i ännu högre grad det sist lagda kläcktes senare än övriga ägg (I). Sex ägg per kull var den vanligaste kullstorleken. Endast i enstaka fall förekom kullar med

sju ägg (II). Föräldrafåglarna hade inte förmåga att öka matningsprestationen till den nivå att varje unge i de största kullarna fick lika mycket föda som i de mindre (III).

Mot denna bakgrund följdes ungarnas utveckling genom oftast dagliga vägningar för att utröna hur många ungar från äggkullar av olika storlek som lämnade boet under olika delar av häckningssäsongen och i vilken kondition de då befann sig i. Speciell uppmärksamhet ägnades de sist kläckta ungarna. Med utgångspunkt från de erhållna resultaten diskuterades vad som ytterst bestämmer rödvingetrastens kullstorlek och hur antalet boungar modifieras allt efter födotillgången.

Andelen ägg som kläcktes var likartad i kullar av olika storlek. 1969 var kläckningsresultatet lägre än övriga år och många ungar dog under de första levnadsdygnen. Eftersom våren detta år var ovanligt sen med låg temperatur och stora mängder kvarliggande snö under första delen av häckningssäsongen framförs som förklaring att rödvingetrasten kan ha haft svårigheter att finna föda och upprätthålla det normala intensiva ruvningsbeteendet (I).

Det antal ungar per kull som överlevde botiden varierade mellan åren. Under juni, då 85-90 % av häckningarna ägde rum (II), producerades varje år flest antal ungar från den vanligaste kullstorleken, 6 ägg. Resultatet från kullar med 7 ägg var svårt att värdera eftersom materialet

bara omfattade tre kullar från samma år. Det påpekas därför att experiment med förstorade kullar behövs göras under flera år. Under juli producerade den vanligaste kullstorleken, 5 ägg, i genomsnitt 0,5 fler ungar per kull än 4-kullarna.

Av 48 ungar som avled efter svag viktutveckling utgjordes 42 stycken av de sist och näst sist kläckta. I kullar med 6 ungar dog hälften och i kullar med 5 ungar en tredjedel av de sist kläckta. Det hävdas att dödsorsaken för de sist och näst sist kläckta ungarna i dessa stora kullar var undernäring, eftersom rödvingetrasten ofta utnyttjade sin maximala matningskapacitet redan vid fyra ungar och födotillförseln per unge minskade ju större kullen var (III). De sist kläckta ungarna var ca ett dygn yngre än huvuddelen av kullen (I) och dukade därför först under när födotillförseln var otillräcklig.

1969 och 1970 ökade ungarna sämre i vikt och färre ungar överlevde under juni jämfört med 1971-1973. Födan utgjordes av daggmaskar till ca 90 % under 1969-1972 eftersom fjällbjörkmätarlarver inte förekom i nämnvärd omfattning dessa år (III). 1969 och 1970 föll endast 3 mm regn under de första 25 dagarna av juni och båda åren rådde hög temperatur och molnfri himmel från mitten av månaden, vilket ledde till att fourageringsplatserna torkade ut. Med anledning av dessa förhållanden hävdas att de sist kläckta ungarnas död speciellt i stora kullar 1970 och den svaga viktökningen över huvud taget under juni 1969 och 1970

orsakades av att rödvingetrasten inte kunde finna tillräckligt med daggmaskar att föda ungarna med. 1971 och 1972 däremot förekom inga värmeböljor och nederbörden var riklig, varför mängden åtkomliga daggmaskar inte var begränsad och ungarnas viktökning och överlevnad god.

1971-1973 vägde de tre först kläckta ungarna i stora kullar lika mycket som de överlevande sist och näst sist kläckta vid motsvarande ålder. Ungarnas vikt var likartad i såväl små som stora kullar under juni och juli vid 9:e levnadsdygnet. Slutsatsen dras därför att rödvingetrasten inte hade svårigheter att finna tillräckligt med föda åt ungarna i slutet av häckningssäsongen. Allmänt gällde dessutom att alla ungar var praktiskt taget lika tunga då de var färdiga att lämna boet, vilket visar att antalsregleringen under botiden var väl anpassad till föräldrarnas möjlighet att skaffa föda.

Frågan hur många ungar från olika kullstorlekar under skilda delar av säsongen som överlevde fram till häckningstiden följande år kunde inte utredas eftersom det nätfångstarbete som hade erfordrats skulle ha blivit alltför arbetskrävande att genomföra. De sent kläckta kullarna har en månad kortare tid på sig för tillväxt och näringsupplagring inför flyttningen och måste konkurrera om födan med äldre och därmed överlägsna trastkullar i biotopen. Under slutet av juli ruggar de gamla fåglarna så kraftigt att deras rörelseförmåga måste vara väsentligt nedsatt, vilket

torde försvåra föräldrafåglarnas möjligheter att ta hand om ungarna från de sena kullarna. Tanken framförs att dessa förhållanden kan ha varit av betydelse när rödvingetrastens benägenhet att minska kullstorleken under häckningssäsongen selekterades fram liksom för det faktum att arten inte lägger två kullar i fjällbjörkskogen (II).

Ungarna stannade i boet ca 10 dygn oavsett kullstorlek och kläckningsordning. Det tidsspann under vilket ungarna lämnade boet var i genomsnitt 1,5 dygn för kullar med två-fyra ungar och 2,5 dygn för större kullar. Såväl bounge-tidens längd som ungarnas viktutveckling under år med god tillgång på föda överensstämde med förhållandena i södra Finland.

Sammanfattningsvis fastslås att rödvingetrasten utgör en fågelart som mycket väl passar in på David Lack´s hypotes beträffande vilka faktorer som ytterst bestämmer äggkullens storlek. Den vanligaste kullstorleken gav upphov till flest överlevande ungar. Den faktor som var avgörande för hur många ungar av dem som kläcktes som kom att lämna boet var uppenbarligen föräldrarnas förmåga att skaffa föda. Detta styrks av det faktum att de sist kläckta ungarna ofta svalt ihjäl under botiden.

Tack.

Jag ber att få framföra ett varmt tack till alla de personer inom LUVRE och Zoologiska institutionerna vid universiteten i Göteborg och Lund som under årens lopp hjälpt mig i det här presenterade arbetet. Ett speciellt tack till Anders Enemar som stöttat mig under alla år och som ägnat mycket tid åt avhandlingen under de senaste månaderna, till Britta Karlson och Eva Myrin som renskrivit manuskriptdelarna och Aino Wahlström som renritat samtliga figurer i de fyra uppsatserna.